第 38 卷第 9 期
2018 年 5 月

生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.38,No.9
May,2018

DOI: 10.5846/stxb201706241143

陈静, 蒋万祥, 贺诗水, 王洪凯, 卓丽玲, 陈青, 王红妹.新薛河底栖动物物种多样性与功能多样性研究.生态学报,2018,38(9):3328-3336.
Chen J, Jiang W X, He S S, Wang H K, Zhuo L L, Chen Q, Wang H M.Study of macroinvertebrate species and functional diversity in the New Xue River, Shandong Province, China.Acta Ecologica Sinica,2018,38(9):3328-3336.

新薛河底栖动物物种多样性与功能多样性研究

陈　静, 蒋万祥*, 贺诗水, 王洪凯, 卓丽玲, 陈　青, 王红妹
枣庄学院生命科学学院, 枣庄　277160

摘要:研究功能多样性与物种多样性关系及其随环境梯度的变化规律,有助于理解生物在群落中的共存机制;然而,二者间关系的研究在淡水生态学中尚鲜见报道。通过对新薛河典型河段(A 缓流河段、B 断流河段、C 有机污染河段、D 对照河段、E 人为干扰河段)底栖动物季节性调查,就物种多样性和功能多样性时空动态及关系进行了研究。结果表明:在空间序列上,物种多样性指数在 B 河段均最低,表明间歇性断流对物种多样性影响重大。功能丰富度在 D 河段最高,A 河段最低;功能均匀度在 A 河段高于其他河段;功能分离度在 A、B 河段最高,D 河段最低。在时间序列上,物种丰富度和 Shannon 指数均值在 10 月份最低,4 月份最高;均匀度指数在 12 月份最低,10 月份最高。3 个功能多样性指数于各季节间差异显著、相互独立,主要受水文条件和底栖动物生活史影响。相关分析表明,功能多样性指数间无显著相关性;功能丰富度同物种丰富度和 Shannon 指数相关显著,功能均匀度同物种均匀度相关显著。逐步回归分析发现,功能丰富度受物种丰富度和 Shannon 指数影响显著,功能均匀度受物种均匀度影响显著;功能多样性和物种多样性指数间拟合度总体不高。研究结果进一步表明:相对物种多样性,功能多样性对生境梯度变化响应更加全面。

关键词:底栖动物;功能多样性;物种多样性;新薛河

Study of macroinvertebrate species and functional diversity in the New Xue River, Shandong Province, China

CHEN Jing, JIANG Wanxiang*, HE Shishui, WANG Hongkai, ZHUO Liling, CHEN Qing, WANG Hongmei
College of Life Sciences, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, *China*

Abstract: Understanding the relationship between functional and species diversities as well as their association with habitat heterogeneity can help reveal the mechanisms of species coexistence in ecological communities. However, these interactions have been poorly studied in freshwater ecosystems. In this study, we evaluated the spatio-temporal dynamics of functional diversity and traditional species diversity indices, and the relationships between them. The main results were as follows: In the space sequence, species diversity indices were the lowest in reach B, and the results showed that intermittent disconnection had a significant influence on species diversity. Functional richness was the highest in reach D and the lowest in reach A, functional evenness was highest in reach A, and functional divergence was the highest in reaches A and B and the lowest in reach D. In the time series, the lowest mean value of species richness and Shannon index were recorded in October and the highest in April, and the evenness index was the lowest in December and the highest in October. The three functional diversity indices were significantly different and orthogonal among seasons, and they were mainly affected by hydrological conditions and benthic animal life history. Correlation analysis was used to analyze the relationship of the biodiversity indices, and the results showed no significant correlations among functional diversity indices. Functional

基金项目:长江科学院开放研究基金资助项目(CKWV2015238/KY);国家自然科学基金(31100388, 31600080);山东省自然科学基金(ZR2010CL004, ZR2011CQ012, ZR2016CB29);山东省教育厅项目(J16LF03);枣庄学院国家基金预研究项目(2016YY15)

收稿日期:2017-06-24;　　**网络出版日期**:2018-01-26

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: uzzjiang@163.com

richness was significantly correlated with species richness and Shannon index and also with functional evenness and species evenness. Stepwise regression analysis was used to analyze the influence of species diversity on functional diversity, and the results showed that functional richness was significantly affected by species richness and Shannon index, and also by functional evenness and species evenness. Furthermore, we also found that the fitting degrees among this indices were not high. By further analysis and discussion, we found that compared to species diversity, functional diversity was more comprehensive in revealing habitat gradient.

Key Words: macroinvertebrate; functional diversity; species diversity; the New Xue River

物种多样性表征生物多样性在溪流底栖动物生态学研究中广泛应用[1-4];然而,越来越多的研究证实,物种性状组成对研究一些重要的生态过程(如生态系统功能、群落组成等)十分重要[5]。许多关于生物多样性与生态系统功能关系的研究表明,基于物种属性(性状)的研究比简单的物种多样性(如物种丰富度、Shannon 指数、物种均匀度)研究可提供更多信息[6]。目前,生物多样性研究已拓展至功能层面,使用功能性状表征功能组成及多样性是当前底栖动物生态学研究的热点之一[7]。

物种多样性与功能多样性关系研究有助于了解种间共存[8-9]、生态位互补机制[10],是研究生物多样性对生态系统功能影响的中心环节[11]。相对植物功能多样性研究,我国动物功能多样性研究起步较晚,特别是种类繁多的溪流底栖无脊椎动物,近几年才见零星报道[7,12];底栖动物功能多样性与物种多样性关系研究尚未见报道。功能多样性与物种多样性关系决定于所处的生态系统,如 Bu 等[13]研究发现,功能多样性与物种多样性存在显著的正相关; Biswas 等[14]研究表明,由中度干扰到严重干扰过程中,功能多样性同物种多样性呈负相关;De Bello 等[15]和 Li 等[16]等研究表明,二者之间相互独立,不存在显著的相关性。此外,在研究功能多样性与物种多样性关系时,很多研究并没有考虑到功能多样性的多面性。Mason 等[11]认为功能多样性应包括功能丰富度、功能均匀度、功能分离度 3 个相互独立的组份。功能多样性 3 类指数之间及其与物种多样性之间究竟存在怎样的关系,仍是一个值得深入探讨的问题[17]。

生物群落对环境变化的响应主要取决于物种功能性状组成[18]。研究生物多样性随环境梯度变化,有助于理解生境异质性对多样性的直接影响[9]。本文在山东省新薛河选取代表性河段,就季节性溪流底栖动物多样性随环境梯度的变化进行了研究。以期:1)明确物种多样性和功能多样性随环境梯度的变化;2)厘清区域功能多样性与物种多样性的关系。为后续相关研究的开展提供背景数据及理论基础。

1　材料与方法

1.1　区域概况与样点设置

新薛河位于山东省西南部,属于南四湖水系,全长 89.6km,流域面积 686km^2。根据栖境特征,对 5 个代表性河段底栖动物进行了调查。A 河段,位于石嘴子水库坝下,以缓流和静水为主,沉积物较多。B 河段下游紧挨枣庄市山亭区,人口较为密集,流量受上游水库排水量限制,河道频繁出现干涸现象。C 河段位于山亭区下游,城市污水在经过沉积处理后,直接排到该河段;D 河段距离城区较远,生境质量相对较好;E 河段间歇性受人为干扰(衣物涮洗、家禽活动)。

1.2　底栖动物采集与鉴定

2012 年 4、10、12 月(2012 年夏季上游 A、B 河段干涸),每月中旬用 40 目网径、采样面积 0.09m^{2}的索伯网(Surber sampler)采集底栖动物,将网中的底栖动物拣出,装标本瓶中,用 10%的福尔马林液固定,标本带回实验室后鉴定、计数[19-21]。每个河段沿水流方向设置采样点 3 个,共计采集标本 42 个(4 月份河段 B 处断流)。

1.3　功能性状和生物多样性计算

功能性状主要参考相关文献[22-24]确定,个别分类单元性状根据标本或分类资料的描述确定。选择化性

(Voltinism)、漂移性(Occurrence in drift)、游泳能力(Swimming ability)、附着能力(Attachment)、形状(Shape)、成熟个体大小(Size at maturity)、流态偏好(Rheophily)、温度偏好(Thermal Preference)、生活型(Habit)、营养习性(Trophic habit)等 10 个性状纳入分析。功能性状及其等级描述同相关文献[7, 22]。

物种多样性指数(物种丰富度、物种均匀度、Shannon 指数)计算方法同文献[3]。功能丰富度(Functional richness, FR_{ci})[11]、功能均匀度(Functional evenness, FE_{ve})[25]、功能分离度(Functional divergence, FD_{iv})[26]计算公式如下:

$$FR_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

SF_{ci}为群落 i 内物种所占据的生态位空间;R_c为性状 c 的绝对值范围。

$$FE_{ve} = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \text{cmin}\left(\text{PEW}_i \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

S 为物种丰富度;PEW_i为物种 i 的局部加权均匀度。

$$FD_{iv} = \frac{2}{\pi}\arctan\left[5 \times \sum_{i=1}^{N} \left[(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i\right]\right]$$

C_i为第 i 项功能性状的数值;A_i为第 i 项功能性状的相对丰度;$\overline{\ln x}$ 为物种特征值自然对数的加权平均值。

1.4 数据统计与分析

功能多样性和物种多样性使用软件 R3.1.3 和 FDiversity 软件[27]计算。单因素方差分析(One-way ANOVA analysis)用于比较多样性指数的时空差异;相关分析(Correlation analysis)、偏相关分析(Partial correlation analysis)用于计算多样性指数间的相关性;逐步回归分析(Stepwise regression analysis)用于分析物种多样性对功能多样性的影响;上述分析使用的软件为 IBM SPSS 19.0。图表制作使用的软件为 OringinPro 8.0和 EXCEL 2007。

2 结果与分析

2.1 物种多样性时空格局

对底栖动物物种多样性空间格局统计分析(图 1),结果表明,各河段物种多样性均值介于 12.5—17.7 之间,表现为 E 河段≥C、D 河段≥A、B 河段($P<0.05$);Shannon 指数均值介于 1.3—2.0 之间,表现为 B 河段低于其他河段($P<0.05$);均匀度指数均值介于 0.53—0.75 之间,表现为 A、C、D 河段≥E 河段≥B 河段($P < 0.05$)。

对物种多样性季节动态进行分析(图 2),结果表明,物种丰富度在 10 月份最低(均值为 9.8),4 月份最高(均值为 18.6);表现为 10 月份低于 12 和 4 月份($P<0.05$)。Shannon 指数 10 月最低(均值为 1.6), 4 月最高(均值为 2.0),表现为 4 月≥12 月≥10 月($P<0.05$)。均匀度指数 10 月份最高(均值为 0.73),12 月份最低(均值为 0.62),表现为 10 月≥4 月≥12 月($P<0.05$)。

2.2 功能多样性时空格局

对功能多样性指数空间格局统计分析(图 3),结果表明:功能丰富度指数均值在 A 河段最低(均值为 23.5),D 河段最高(均值为 41.0);表现为 D 河段≥B、C、E 河段≥A 河段($P<0.05$)。功能均匀度指数均值在 C 河段最低(均值为 0.40),A 河段最高(均值为 0.56);表现为 A≥E≥B、C、D($P<0.05$)。功能分离度指数均值在 B 河段最高(均值为 0.90),D 河段最低(均值为 0.74);表现为 A、B≥C、E≥D($P<0.05$)。

统计分析功能多样性季节动态(图 4),结果表明:功能丰富度均值 10 月份最低(均值为 24.7),12 月份最高(均值为 40.4);表现为 12 月≥4 月≥10 月($P<0.05$)。功能均匀度均值 4 月份最低(均值为 0.42),10 月份

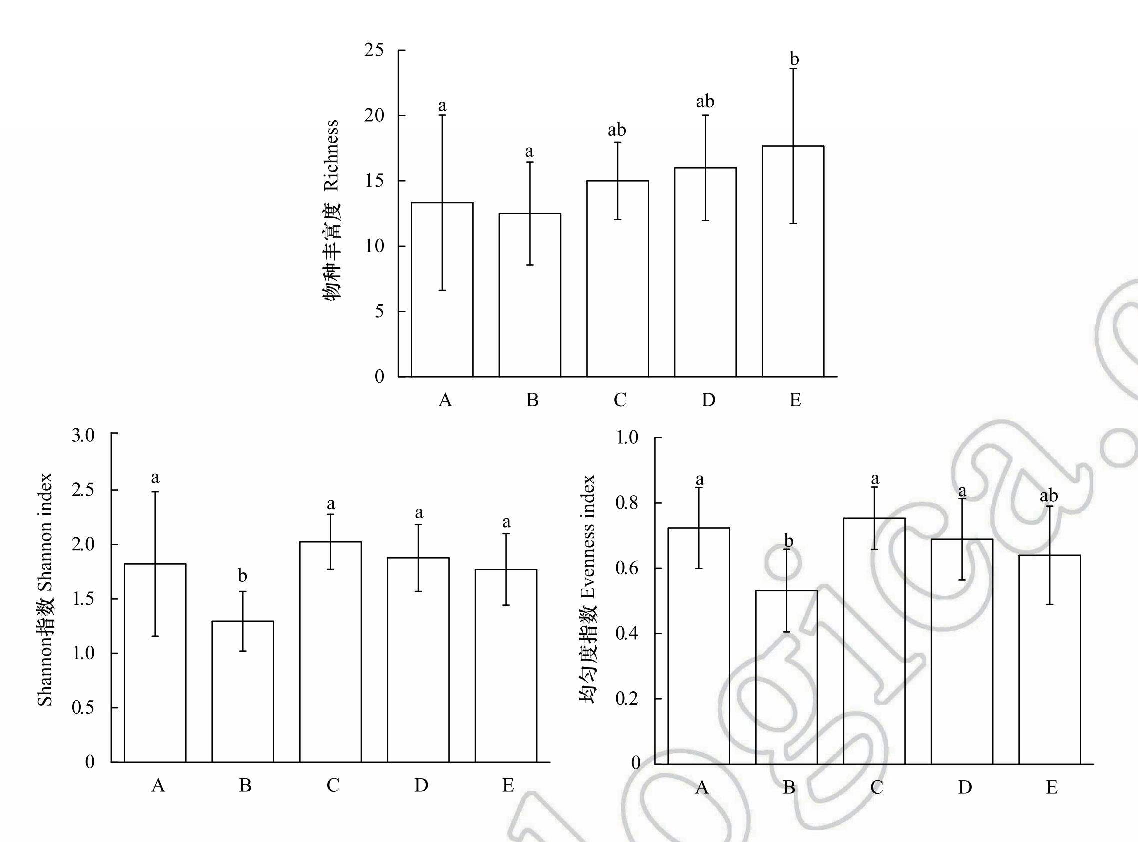


图 1　底栖动物物种多样性空间分布格局

Fig.1　Spatial distribution of macroinvertebrates species diversity

A—E 代表 A—E 河段;A 河段:位于石嘴子水库坝下;B 河段:下游紧挨枣庄市山亭区;C 河段:山亭区下游;D 河段:距离城区较远;E 河段:间歇性受人为干扰(衣物涮洗、家禽活动)

最高(均值为 0.53);表现为 10 月≥12 月≥4 月(P<0.05)。功能分离度均值 12 月份最低(均值为 0.75),10 月份最高(均值为 0.88);表现为 12 月份显著低于 10 和 4 月份(P<0.05)。

2.3　物种多样性与功能多样性关系

采用 Pearson 相关分析法研究多样性指数间的相关性(表 1),结果表明,功能丰富度同 Shannon 指数相关显著(P<0.05),同物种丰富度相关极显著(P<0.01)。功能均匀度同功能分离度、均匀度指数相关显著(P<0.05)。功能分离度与均匀度指数相关性接近显著水平(P =0.052)。Shannon 指数同物种丰富度和均匀度指数相关极显著(P<0.01)。

表 1　生物多样性指数间 Pearson 相关分析

Table 1　Pearson correlation analysis among 6 biodiversity indices

生物多样性指数 Biodiversity indices	功能均匀度 F_{ve}	功能分离度 F_{iv}	物种丰富度 S	Shannon 指数 H	均匀度指数 E
功能丰富度 F_{ci}	-0.157	-0.219	0.603 **	0.364 *	0.021
功能均匀度 F_{ve}		0.345 *	-0.240	0.108	0.312 *
功能分离度 F_{iv}			-0.142	0.172	0.299
物种丰富度 S				0.487 **	-0.083
Shannon 指数 H					0.817 **

* P < 0.05, ** P< 0.01; F_{ci}: Functional richness, F_{ve}: Functional evenness, F_{iv}: Functional dispersion, S: Species richness, H: Shannon index, E: Evenness

鉴于功能多样性 3 个指数代表多样性的不同方面[11],且功能均匀度和分离度指数均与物种均匀度指数存在较大相关性,以均匀度指数为控制变量,对功能均匀度和功能分离度指数进行偏相关分析,结果表明二者

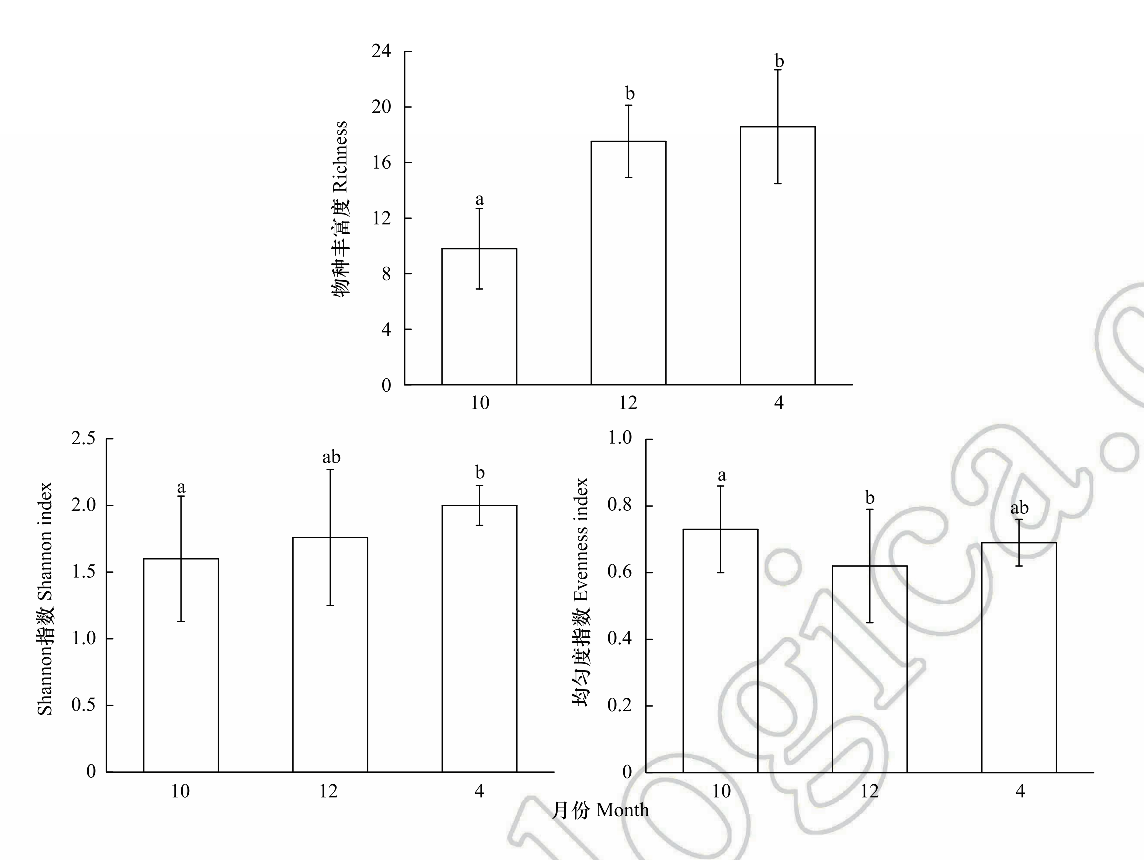


图 2 底栖动物物种多样性季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics of macroinvertebrates species diversity

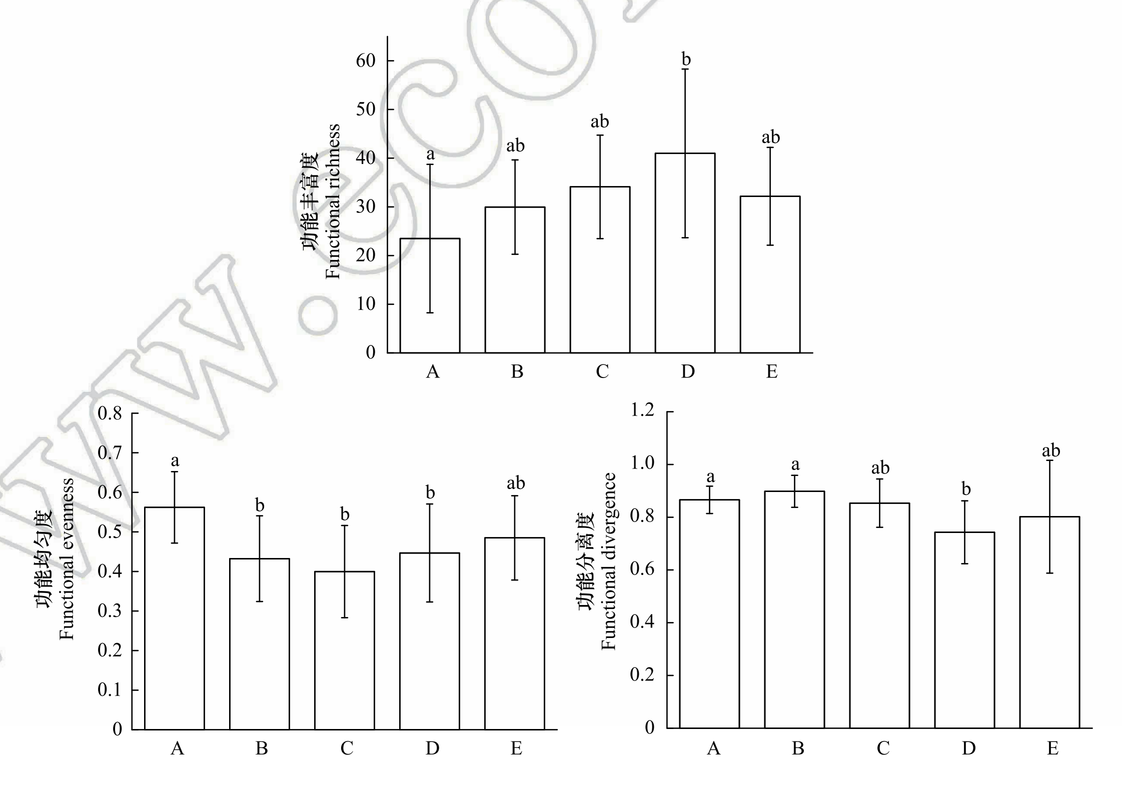


图 3 底栖动物功能多样性空间分布格局

Fig.3 Spatial distribution of macroinvertebrates functional diversity

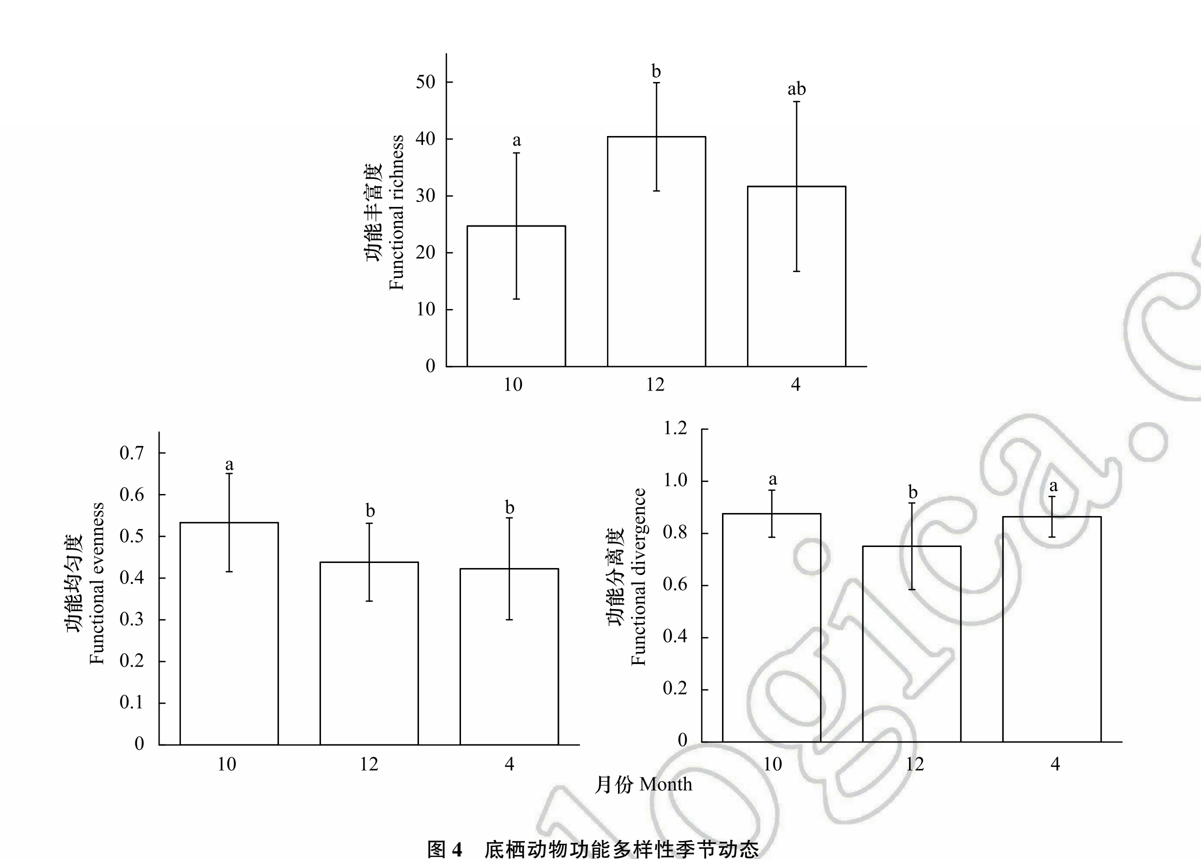


图 4　底栖动物功能多样性季节动态

Fig.4　Seasonal dynamics of macroinvertebrates functional diversity indices

间无显著相关性(P >0.05) 。

运用逐步回归分析研究物种多样性对功能多样性的影响(图 5),结果表明,物种丰富度、Shannon 指数对功能丰富度影响显著(P<0.05) 。均匀度指数对功能均匀度影响显著(P<0.05) ;对功能分离度影响接近显著水平(P =0.054) 。

3　讨论

对物种多样性的分析可知,受间歇性干扰的 E 河段物种丰富度高于 D 河段,符合中度干扰可增加物种多样性的理论[28]。B 河段各项指标(物种丰富度、Shannon 指数、均匀度指数)均最低,表明河道频繁断流对流域内底栖动物群落结构影响最大。各河段 Shannon 指数均值变化趋势同均匀度指数一致,表明在空间格局上,物种均匀度较物种丰富度对 Shannon 指数影响更大。在时间序列上,10 月份物种丰富度显著低于其他月份,主要因为该时间段河道水量充沛,流速较大,底栖动物生存的底部空间扩大;反之,枯水期的 12 和 4 月份,水面狭窄,促使不同种类的底栖动物聚集[29](10、12、4 月底栖动物密度分别为 896、5259、13352 个/m^2)。相比物种均匀度,物种丰富度变化趋势在季节间同 Shannon 指数较为一致,表明在时间序列上物种丰富度对 Shannon 指数影响更大。

研究功能多样性随环境梯度的变化有助于理解生境异质性对功能多样性的直接影响[9]。功能丰富度是对物种占据生态位(性状)空间的度量,功能丰富度低意味着群落中未被利用的资源多[17]。本文功能丰富度在缓流态的 A 河段低于其他河段(包括物种丰度最低的 B 河段),表明流态对底栖动物功能丰富度影响重大。D 河段(对照河段)功能丰度高于其他河段(包括物种丰度最高的 E 河段),表明相对物种丰富度,功能丰富度对环境压力具有更好的响应;即环境压力可增加功能性状的同质性。功能均匀度常用来衡量物种性状在占据的性状空间中是否规律分布;功能均匀度低,意味着未充分利用或过度利用的资源多,进而可作为生产力、稳定性、抵御入侵能力等的指标[11]。A 河段功能均匀度最高,主要原因在于该河段底栖动物密度最小(均值为

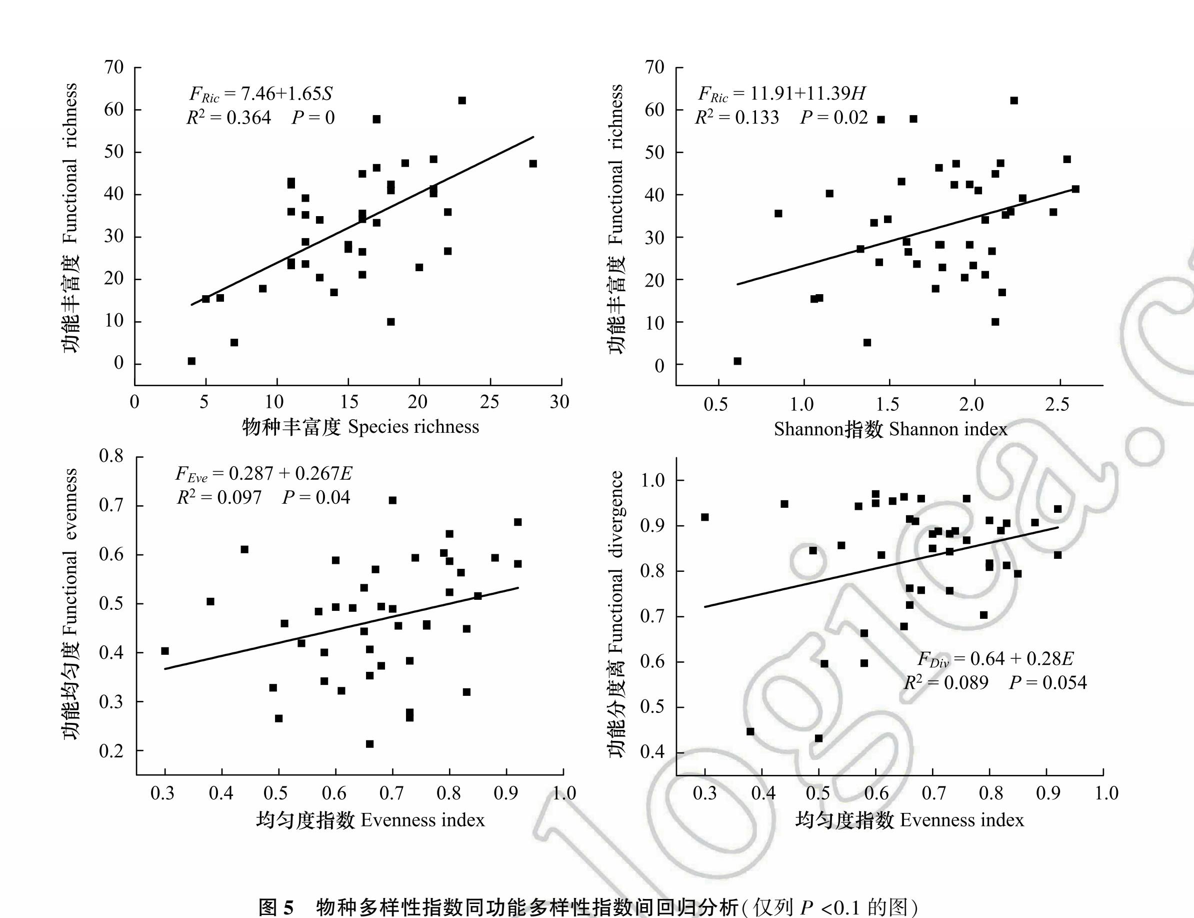


图 5 物种多样性指数同功能多样性指数间回归分析(仅列 P <0.1 的图)

Fig.5 Regression analysis between species diversity and functional diversity indices(Only P<0.1 in the figure)

1590 个/m^2,低于其他河段),功能性状组成相对均匀。C 河段物种均匀度均值最高,功能均匀度均值最低;主要原因是城市生活用水的排放使底栖藻类大量繁殖,以刮食藻类为生的摇蚊(如仅 *Orthocaldius vaillanti*、*Neozarelia* sp.、*Chaetocladius* sp. 3 个分类单元的相对丰度合计就高达 39.6%)幼虫在数量上占据绝对优势。功能离散度体现了群落中物种间的生态位的互补程度[25];高功能分离度表示物种生态位重叠小,资源竞争水平较低,利用效率高[11]。A 河段功能分离度高,主要原因是该段物种丰富度低、密度小,使得性状重叠相度对较小。B 河段拟长跗摇蚊(*Paratanytarsus* sp.E)占绝对优势(相对丰度 63%);由功能分离度计算方法[26]可知,该物种位于性状生态位空间的边缘地带应是 B 河段功能分离度高的主要原因。

在时间序列上,3 类功能多样性指数变化趋势相互独立。同物种多样性相比,功能丰富度在 4 月份稍有下降,主要原因在于春季是水生昆虫羽化的重要时期,一些性状伴随生物的羽化从群落中消失或减少。10 月份功能均匀度高于 12 月份和 4 月份,主要是因为 12 月份和 4 月份水文环境稳定,一些在竞争上占有优势的物种大量繁殖,从而导致了群落生物性状分布更加不均匀。同理而论,功能分离度在 12 月份最低,也是由于生境稳定,少数物种在群落中占据绝对优势(如 *Paratanytarsus* sp.、*Cheumatopsyche* sp.两个物种相对丰度之和为 55.6%),4 月份伴随摇蚊等水生昆虫,特别是优势类群的羽化,生物性状重叠度总体出现下降。

功能多样性 3 类指数间及其与物种多样性间不存在必然的关联性;如果出现显著的关联,一定是生态学性状作用的结果[11]。新薛河底栖动物功能多样性指数间相关不显著,进一步验证了三者之间的独立性。Shannon 指数由于受群落物种丰富度和均匀度共同影响[30],因此,与二者相关均显著。物种多样性的改变会引起功能多样性发生相应变化被普遍认同,但二者间具体关系在很多生态系统中尚属未知[31]。本文功能丰富度受物种丰富度和 Shannon 指数影响显著,主要原因在于随着物种的增加,竞争增加,生态位进一步分化[32-33];同时,某些特殊功能物种的加入无疑会直接增加群落占据的性状空间,这和很多研究的结果是一致

的[13,34]。同时,我们也注意到,功能多样性和物种多样性的关系在不同生态系统中有所差异,如 Devictor 等[35]的研究发现,随着物种丰度升高功能多样性下降。功能均匀度和离散度主要受群落功能性状分布的影响,不受物种丰度的影响;而物种均匀度可对性状分布产生不同程度影响,因此,二者均不同程度地受物种均匀度影响;这和薛倩妮等[17]的研究结果是一致的。同时,就分析结果可知,功能多样性与物种多样性间拟合度总体不高(R^2<0.364),说明二者之间存在更为复杂的非线性关系。Zhang 等[36]认为,二者间的非线性关系是“功能多样性可提供更多不同于物种多样性的特殊信息”重要佐证。

致谢:野外调查及室内分析得到李坤、马相铭、李丛丛的帮助,特此致谢。

参考文献(References):

[1] Costa S S, Melo A S. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. Hydrobiologia, 2008, 598(1): 131-138.

[2] Henriques-Oliveira A L, Nessimian J L. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. Biota Neotropica, 2010, 10(3): 115-128.

[3] 蒋万祥, 贾兴焕, 周淑婵, 李凤清, 唐涛, 蔡庆华. 香溪河大型底栖动物群落结构季节动态. 应用生态学报, 2009, 20(4): 923-928.

[4] 蒋万祥, 蔡庆华, 唐涛, 吴乃成, 傅小城, 李凤清, 刘瑞秋. 香溪河大型底栖无脊椎动物空间分布. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2443-2448.

[5] Diniz-Filho J A F, Cianciaruso M V, Rangel T F, Bini L M. Eigenvector estimation of phylogenetic and functional diversity. Functional Ecology, 2011, 25(4): 735-744.

[6] Barnett A J, Finlay K, Beisner B E. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a traitbased classification. Freshwater Biology, 2007, 52(5): 796-813.

[7] 蒋万祥, 何逢志, 蔡庆华. 香溪河水生昆虫功能性状及功能多样性空间格局. 生态学报, 2017, 37(6): 1861-1870.

[8] Cardinale B J, Palmer M A, Collins S L. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature, 2002, 415(6870): 426-429.

[9] Hu G, Jin Y, Liu J L, Yu M J. Functional diversity versus species diversity: relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. Ecological Research, 2014, 29(5):897-903.

[10] Tilman D, Reich P B, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 2001, 294(5543): 843-845.

[11] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 2005, 111(1): 112-118.

[12] 张澂波, 刘东晓, 刘朔孺, 张勇, 童晓立, 王备新. 钱塘江中游水生昆虫群落功能多样性对土地利用变化的响应. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2947-2954.

[13] Bu W S, Zang R G, Ding Y. Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest. Tropical Ecology, 2014, 55(3): 393-401.

[14] Reynaga M C, Santos D A D. Contrasting taxonomical and functional responses of stream invertebrates across space and time in a Neotropical basin. Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie, 2013, 183(2): 121-133.

[15] De Bello F, Lepš J, Sebastià M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. Ecography, 2006, 29(6): 801-810.

[16] Li W, Cheng J M, Yu K L, Epstein H E, Guo L, Jing G H, Zhao J, Du G Z. Plant functional diversity can be independent of species diversity: observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. PLoS One, 2015, 10(8): e0136040.

[17] 薛倩妮, 闫明, 毕润成. 山西五鹿山森林群落木本植物功能多样性. 生态学报, 2015, 35(21): 7023-7032.

[18] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 2002, 16(5): 545-556.

[19] Epler J H. Identification manual for the larval chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. EPA Grant#X984170-97. Crawfordville, FL, America: EPA, 2001: 1-500.

[20] Morse J C, Yang L F, Tian L X. Aquatic Insects of China Useful for Monitoring Water Quality. Nanjing: Hohai University Press, 1994: 1-568.

[21] Brinkhurst R O. Guide to the Freshwater Aquatic Microdrile Oligochaetes of North America. Ottawa, Ontario, Canada: Canadian Special

Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 84 Department of Fisheries and Oceans, 1986: 1-259.

[22] Poff N L, Olden J D, Vieira N K M, Finn D S, Simmons M P, Kondratieff B C. Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. Journal of the North American Benthological Society, 2006, 25(4): 730-755.

[23] Usseglio-Polatera P, Bournaud M, Richoux R, Tachet H. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. Freshwater Biology, 2000, 43(2): 175-205.

[24] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P. Invertebres d'Eau Douce: Systématique, Biologie, Écologie. Paris: CNRS Editions, 2002: 1-552.

[25] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 2008, 89(8): 2290-2301.

[26] Mason N W H, MacGillivray K, Steel J B, Wilson J B. An index of functional diversity. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(4): 571-578.

[27] Casanoves F, Pla L, Di Rienzo J A, Díaz S. FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. Methods in Ecology and Evolution, 2011, 2(3): 233-237.

[28] Townsend C R, Scarsbrook M R, Dolédec S. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. Limnology and Oceanography, 1997, 42(5): 938-949.

[29] Bêche L A, Mcelravy E P, Resh V H. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. Freshwater Biology, 2006, 51(1): 56-75.

[30] Shannon C E. A mathematical theory of communication. The Bell System Technical Journal, 1948, 27(3): 379-423.

[31] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. Journal of Applied Ecology, 2011, 48(5): 1079-1087.

[32] Mason N W H, de Bello F, Doležal J, Lepš J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. Journal of Ecology, 2011, 99(3): 788-796.

[33] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology, 2010, 24(4): 867-876.

[34] Biswas S R, Mallik A U. Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. Ecosphere, 2011, 2(4): 52.

[35] Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. Ecology Letters, 2010, 13(8): 1030-1040.

[36] Zhang J T, Xiao J T, Li L F. Variation of plant functional diversity along a disturbance gradient in mountain meadows of the Donglingshan reserve, Beijing, China. Russian Journal of Ecology, 2015, 46(2): 157-166.